

Variación del tamaño de la concha en tres especies de caracoles terrestres (Chondrinidae, Hygromiidae) respecto al gradiente altitudinal en los Pirineos

Shell size variation in three species of land snails (Chondrinidae, Hygromiidae) along an altitudinal gradient in the Pyrenees

Francesc URIBE^{*1}, Elisabeth HERNÁNDEZ*, Jordi NEBOT*, Albert OROZCO*, Vicenç BROS* y Jordi CADEVALL*

Recibido el 24-X-2006. Aceptado el 22-VI-2007

RESUMEN

La variación altitudinal en el tamaño de la concha de moluscos terrestres no muestra un patrón definido: se reconocen variaciones asociadas a la altitud en especies concretas, mientras que otros estudios la descartan. En condiciones de homogeneidad ambiental (área de estudio restringida a un valle de los Pirineos Orientales y parecida selección de hábitat) se han estudiado tres especies de amplio rango de distribución altitudinal: *Abida secale*, *Granaria braunii* y *Xerocrassa salvanae*. Los caracteres biométricos considerados (altura total, diámetro máximo, altura relativa y volumen) no están significativamente asociados a la altitud, con la única excepción de las conchas de *X. salvanae*, menores a mayor altitud. El gradiente altitudinal por sí sólo no explica la variación en el tamaño de la concha de las especies estudiadas.

SUMMARY

The altitudinal variation in shell size of land snails has not a precise pattern. Some species show a dependency of the size shell on altitude but other tests give no significative results. Three species, *Abida secale*, *Granaria braunii* and *Xerocrassa salvanae*, with a large range of altitudinal distribution and similar habitat selection, have been studied in the restricted area of a valley at the East Pyrenees. The measured shell parameters (height, maximum diameter, relative height and volume) have not been meaningfully related to altitude, with the exception of the shells of *X. salvanae* that diminishes with altitude. Other factors than altitudinal gradient should explain the variability in shell size measured in the studied species.

PALABRAS CLAVE: Pirineos, Chondrinidae, Hygromiidae, gradiente altitudinal, tamaño concha.

KEY WORDS: Pyrenees, Chondrinidae, Hygromiidae, altitudinal range, shell size.

INTRODUCCIÓN

La variación del tamaño corporal de especies o de individuos a lo largo de gradientes ambientales es una materia

ampliamente estudiada en ecología aunque se conocen poco los mecanismos que controlan el tamaño del cuerpo

* Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Passeig Picasso, s/n, 08003, Barcelona

¹ A quien dirigir la correspondencia: furibe@bcn.cat

(COLLINS, BAILEY, RUXTON Y PRIEDE, 2005). En el caso del gradiente altitudinal se considera que éste es el resultado de la combinación de efectos provocados por cambios en la temperatura y la pluviosidad (COWIE, NISHIDA, BASSET Y GON, 1995; GOODFRIEND, 1986), que influyen en la producción vegetal (KRASNOV, WARD Y SHENBROT, 1996). A la perspectiva espacial, biogeográfica, de la variabilidad en el tamaño corporal se le ha añadido recientemente el interés por el análisis de su variación temporal como índice del efecto del cambio climático (MILLIEN, LYONS, OLSON, SMITH, WILSON Y YOM-TOV, 2006).

En moluscos las conchas son mayores cuando se incrementa la temperatura y la humedad ambientales (WELTER-SCHULTES, 2000), factores ambos de diversa distribución altitudinal. Además de factores ambientales se ha constatado también el efecto que sobre el tamaño de las conchas tiene la densidad de población (CAIN, 1983; COOK Y CAIN, 1980; PERRY Y ARTHUR, 1991; WILLIAMSON, CAMERON Y CARTER, 1976) y la interacción entre especies de moluscos sobre las dimensiones de los individuos (CAIN, 1983; HAUSDORF, 2001; PERRY Y ARTHUR, 1991).

Una especie de helícido, *Arianta arbustorum*, estudiada en los Alpes tiende a presentar conchas más pequeñas a mayor altitud (BAUR Y BAUR, 1998; BAUR, 1984; BURLA Y STAHEL, 1983; GOSTELI, 2005). Sin embargo en otra especie, *Clausilia dubia*, se ha encontrado una baja correlación entre altitud y diversas medidas de la concha (EDLINGER, 1997). El caso más llamativo es el de algunas subespecies de *Albinaria idaea*. Un primer estudio detectó una relación positiva entre altitud y diversos parámetros de la concha (ENGELHARD Y SLIK, 1994), pero una revisión posterior criticaba la metodología de medida empleada y presentaba nuevos datos en contra de la hipótesis de que las dimensiones de la concha fueran dependientes de la altitud (WELTER-SCHULTES, 2000). Un análisis aplicado a más de 300 especies de moluscos terrestres del noroeste europeo (HAUSDORF, 2003) también con-

cluye que no hay correlación entre tamaño del animal (en este caso volumen) y altitud.

Las investigaciones citadas se caracterizan por abordar una sola especie en una amplia área de distribución geográfica o por resumir los efectos medios de variabilidad de tamaño de concha de muchas especies en un ámbito aún mayor. El presente estudio propone un análisis pluriespecífico concentrado en un área restringida, el valle pirenaico de Alinyà, Lleida. Si la morfología de la concha es el resultado de diversas presiones de selección (CAIN, 1983) la reducción del área de estudio contribuye a minimizar el efecto que la distribución geográfica pueda ejercer (NEE, READ, GREENWOOD Y HARVEY, 1991), a fin de destacar el análisis del componente altitudinal del medio. El objetivo es explorar la respuesta de diversas especies de moluscos a la variación altitudinal en condiciones de mayor homogeneidad ambiental que en estudios anteriores.

MATERIAL Y MÉTODOS

La recolección e identificación de las muestras ha sido responsabilidad básicamente de VB, JC, EH, JN y AO, mientras que las mediciones y análisis estadísticos se deben a FU. La discusión es fruto de la participación de todos los autores.

Área de estudio y muestreo: El valle de Alinyà, situado en la comarca del Alt Urgell, provincia de Lleida, noreste de la península Ibérica, está configurado por la cuenca del río Alinyà, afluente del Segre (Fig. 1). El área de estudio (extremo NO long: E 1° 18' 50", lat: N 42° 14' 55"; extremo SE long: 1° 32' 04", lat: 42° 08' 38"; Datum WGS84) ocupa una superficie de 132 km² condicionada por un gradiente altitudinal que va desde 500 m, a pie del río Segre, hasta 2.140 m, en la cabecera. Un inventario malacológico realizado de abril del año 2.000 a mayo de 2001 (BROS, CADEVALL, HERNÁNDEZ, NEBOT, OROZCO Y URIBE, 2004) identificó 67 especies de moluscos

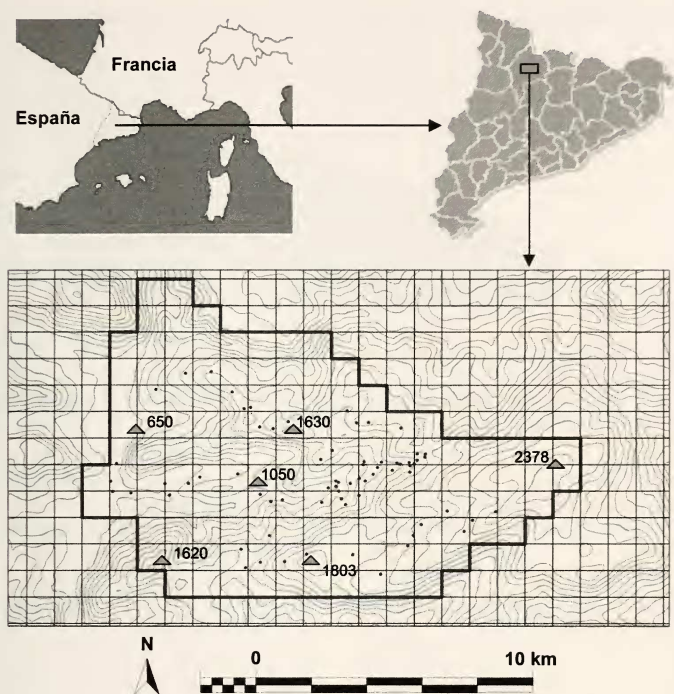


Figura 1. Situación geográfica del área de estudio con indicación de los puntos de muestreo y de las curvas de nivel a intervalos de 100 m. Las cuadrículas miden 1 km de lado.

Figure 1. Geographical location of the study area and the distribution of the sample points on a map with contour lines (100 m of interval). The grid is 1 km side.

presentes en 73 localidades de muestreo de las que se saben entre otras cosas la altitud y la cubierta vegetal según clasificación cartográfica previa (CREAF, 1993). El material recolectado entonces ha servido de base para el actual estudio conquiológico. El área fue prospectada de nuevo durante el mes de mayo de 2002 hasta incrementar el tamaño muestral con 10 localidades más. La distribución del esfuerzo de recolección respecto a la altitud es razonablemente satisfactoria (Fig. 2).

Cuatro de las especies detectadas en Alinyà destacan porque se distribuyen

en amplios rangos altitudinales (desde 500-600 hasta 2.100 m), una característica que las convierte en buenas candidatas para estudios de variabilidad altitudinal (CADEVALL, HERNÁNDEZ, NEBOT, OROZCO, URIBE Y BROS, 2003): *Abida secale* (Draparnaud, 1801) [cf. *ssp liliensis* (Bofill, 1886)], *Euconulus* (*Euconulus*) *fulvus* (O.F. Müller, 1774), *Granaria braunii* (Rossmässler, 1842) y *Xerocrassa salvanae* (Fagot, 1886). De las cuatro especies se ha descartado finalmente la submuestra de *Euconulus fulvus* debido al escaso número de ejemplares recolectados.

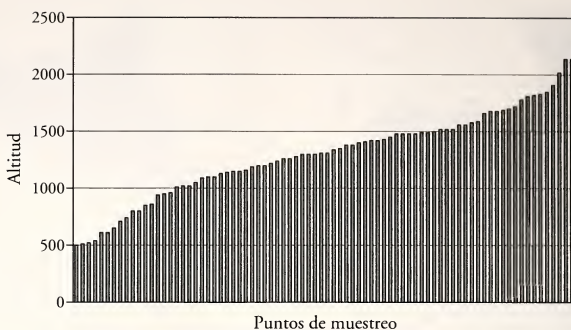


Figura 2. Curva de la función de distribución de puntos de muestreo, de menor a mayor altitud en metros.

Figura 2. Graphic showing the distribution of sampling points (from lowest to highest) regarding its altitude measured in meters.

Biometría: Se han considerado las dimensiones extremas de la concha, altura total (H) y diámetro máximo (D), comunes a todo tipo de concha. Por medio de un pie de rey se han medido (precisión de 0,005 mm) 660 ejemplares adultos, correspondientes a 120 muestras (especie/localidad), lo que corresponde a una media de 5,5 individuos por muestra, suficiente para proceder a cálculos estadísticos (WELTER-SCHULTES, 2001). Al tratarse de dimensiones máximas del cuerpo no hay necesidad de ponderarlas para eliminar el efecto del tamaño individual (WELTER-SCHULTES, 2000). A partir de las dimensiones lineales se ha calculado la altura relativa (H/D) y el volumen como una simple función (HDD) que pueda ser indicativa y común para las tres especies.

Las conchas recolectadas podrían corresponder a diferentes generaciones sucesivas sometidas a condiciones de crecimiento heterogéneas (WELTER-SCHULTES, 2001). Para controlar este factor de variabilidad se han comparado las conchas de individuos recolectados vivos con las conchas recogidas de animales muertos. La única especie recolectada en un número suficiente de ejemplares vivos y muertos (al menos 10 de cada) por una misma localidad ha sido

Abida secale en cinco estaciones de muestreo. En *Xerocrassa salvanae* y en *Granaria braunii* la proporción de ejemplares vivos es muy baja y se inhabilita la comparación por localidad. No se han encontrado diferencias significativas entre ejemplares de *A. secale* recolectados vivos o las conchas solas, un resultado coincidente con el obtenido en un exhaustivo trabajo anterior (WELTER-SCHULTES, 2001) donde se analizaron centenares de muestras de *Albinaria cretenseis* en cuatro áreas distintas de Grecia. Por haber recolectado preferentemente ejemplares de conchas en buenas condiciones de conservación del diseño externo se asume que los individuos son de reciente generación.

Análisis estadísticos: El tamaño muestral es alto para las tres especies (Tabla I) en comparación con otros estudios considerados en la introducción y las desviaciones estándar respecto a las medias son bajas. Dos especies resultan más estables en los rangos de medida, *A.secale* y *G.braunii*, con coeficientes de variación (CV) inferiores al 10%. La otra especie, *X.salvanae*, sitúa sus CV alrededor del 20%, porcentaje que tampoco se ha considerado que exprese una alta variabilidad dimensional (WELTER-SCHULTES, 2001).

Tabla I. Estadísticos descriptivos de las variables conquiológicas medidas. Las dimensiones lineales están expresadas en mm.

Table I. Descriptive statistics of the measured shell variables: mean, standard deviation, coefficient of variation, minimal and maximum value. The dimensions are in mm.

<i>Abida secale</i>	Media	Desviación estándar	Coefficiente variación	Mínimo	Máximo	N
Altura, H	11,46	1,18	0,10	8,42	15,10	245
Diámetro, D	3,28	0,20	0,06	2,71	3,82	245
Altura relativa, H / D	3,49	0,29	0,08	2,91	4,44	245
Volumen, HDD	125,15	25,04	0,20	67,43	196,81	245
<i>Granaria braunii</i>	Media	Desviación estándar	Coefficiente variación	Mínimo	Máximo	N
Altura, H	6,75	0,44	0,07	5,60	8,24	196
Diámetro, D	2,36	0,13	0,05	2,04	3,14	196
Altura relativa, H / D	2,86	0,17	0,06	2,42	3,34	196
Volumen, HDD	37,95	6,06	0,16	23,30	81,24	196
<i>Xerocrassa salvanae</i>	Media	Desviación estándar	Coefficiente variación	Mínimo	Máximo	N
Altura, H	3,84	0,55	0,14	2,44	6,48	218
Diámetro, D	6,89	0,97	0,14	4,04	10,59	218
Altura relativa, H / D	0,56	0,03	0,05	0,48	0,65	218
Volumen, HDD	193,31	90,33	0,47	43,30	726,72	218

De las distribuciones de frecuencia de datos, tres correspondientes a *X.salvanae* se apartan de la normalidad (Tabla II) lo que junto a la apariencia de las gráficas de las distribuciones refuerza la opción de usar estadística no paramétrica. La medida del coeficiente de correlación de rango de Spearman será la herramienta estadística empleada para el análisis (ENGELHARD Y SLIK, 1994) sobre los valores medios de las medidas de las conchas recolectadas en una misma localidad y de la misma especie. Los análisis estadísticos se han realizado por medio de la aplicación STATISTICA.

RESULTADOS

Los índices de similitud de Jaccard calculados sobre las probabilidades de que dos especies coincidan en una misma localidad alcanzan valores bajos: *Abida secale* x *Granaria braunii*: 0,25; *A.secale* x *Xerocrassa salvanae*: 0,36; *G.braunii* x *X.salvanae*: 0,23. Sin embargo las tres especies no expresan perfiles de

hábitat significativamente distintos entre sí a tenor del tipo de cubiertas de vegetación de las estaciones donde están presentes ($p>0,30$). A la restricción en el espacio, creada por la limitación del área de estudio, se añade una selección de hábitat similar entre las especies estudiadas, por lo que se deduce que se cumplen las condiciones previstas de homogeneidad ambiental entre las muestras recolectadas que este estudio podía controlar.

En *Abida secale* y *Granaria braunii* no se obtienen correlaciones significativas entre altitud y la altura y diámetro máximo de las conchas ni de ninguna de sus combinaciones multidimensionales (Tabla III), aunque las tendencias sean de distinto signo: negativo para *A. secale* y positivo en caso de *G. braunii*. Sólo *Xerocrassa salvanae* presenta correlación significativa y de signo negativo entre altitud y altura y diámetro de la concha. La altura relativa de la concha no está significativamente condicionada a la altitud por lo que no se aprecian cambios importantes en la proporción

Tabla II. Resultados del test de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la normalidad de las distribuciones de datos.

Table II. Results of the Kolmogorov-Smirnov tests of normality.

<i>Abida secale</i>	D máxima	Probabilidad
Altura, H	0,037	n.s.
Diámetro, D	0,041	n.s.
H/D	0,079	n.s.
HDD	0,041	n.s.
<i>Granaria braunii</i>	D máxima	Probabilidad
Altura, H	0,031	n.s.
Diámetro, D	0,089	n.s.
H/D	0,043	n.s.
HDD	0,078	n.s.
<i>Xerocrassa salvanae</i>	D máxima	Probabilidad
Altura, H	0,109	p < 0,05
Diámetro, D	0,112	p < 0,01
H/D	0,053	n.s.
HDD	0,182	p < 0,01

de estas dos dimensiones máximas respecto a la altitud.

La estimación del volumen, un procedimiento común para las tres especies, seguramente no refleja de igual modo el perfil morfológico de las mismas. Sin embargo, el cálculo de este volumen genérico consigue poner de manifiesto una afectación general respecto a la altitud, significativa en *X.salvanae* y muy cerca de la significación en las otras dos especies, aunque de signo dispar: positiva para *G.braunii* y negativa para las dos especies restantes.

DISCUSIÓN

La concha muestra patrones de elevada variabilidad genética para la cual el gradiente altitudinal, entre otros, parece ser un factor relevante de explicación (BACKELJAU, BAUR Y BAUR, 2001). Las dimensiones de las conchas, parámetros con una fuerte componente genética (GOODFRIEND, 1986), variarían con la altitud en sintonía con algunas reglas ecológicas térmicas o en res-

puesta a otros factores ambientales de carácter restrictivo (CAIN, 1983).

En el presente estudio, donde la variabilidad geográfica y de selección de hábitat entre especies son reducidas, la altura, el diámetro y el volumen de la concha de *Xerocrassa salvanae* se correlacionan negativamente con la altitud, mientras que el resto de relaciones son no significativas y de signo variable. *X.salvanae* está abundantemente representada y ampliamente distribuida en el área de estudio (BROS ET AL., 2004) y carga con una alta variabilidad en las dimensiones de la concha que puede ser la expresión de diversas causas. La morfología de la concha establecida de acuerdo con la relación altura/diámetro no refleja el factor altitudinal en ninguna de las tres especies, a pesar de que esta proporción de parámetros ha podido indicar en otros estudios una variación clinal sobre factores ambientales que como la pluviosidad o aridez (HELLER, 1975) se vinculan a la altitud.

Un tamaño más pequeño a mayor altitud, reconocido en la concha de *X. salvanae*, podría ser una respuesta a la

Tabla III. Resultados de la aplicación del test de correlación de Spearman a las medias por localidad de muestreo respecto la altitud.

Table III. Results of the test of rang correlation of Spearman on the median values of shell variables by locality regarding to its altitudinal variation.

<i>Abida secale</i> (N= 34)	R de Spearman	Probabilidad
Altura, H	-0,237	n.s.
Diámetro, D	-0,309	n.s.
H/D	-0,159	n.s.
HDD	-0,320	n.s. (p=0,0695)
<i>Granania braunii</i> (N= 41)	R de Spearman	Probabilidad
Altura, H	0,252	n.s.
Diámetro, D	0,216	n.s.
H/D	0,003	n.s.
HDD	0,282	n.s. (p=0,0741)
<i>Xerocrassa salvanae</i> (N= 43)	R de Spearman	Probabilidad
Altura, H	-0,338	p <0,05
Diámetro, D	-0,329	p <0,05
H/D	-0,088	n.s.
HDD	-0,337	p <0,05

temperatura pero debe tenerse en cuenta que las particularidades de las cubetas cerradas del Prepirineo complícan el gradiente térmico. En la parte baja del valle de Alinyà se producen situaciones de inversión térmica en invierno, época durante la cual las temperaturas medias tienden a igualarse en el gradiente altitudinal (MOISÉS, IBÁÑEZ, RODRÍGUEZ Y OLARIETA, 2004). En verano la amplitud térmica aumenta en las partes bajas hasta los 1.200 m de altitud. El valor de la temperatura respecto a la altitud no sigue ninguna función monótonica en el área de estudio en ningún momento del ciclo anual. La amplitud térmica en Alinyà no supera los 19° en todo el año a lo largo del gradiente altitudinal y la pluviosidad muestra dos picos, en primavera y otoño, a media altitud del valle (MOISÉS ET AL., 2004) Temperatura y pluviosidad en Alinyà siguen regímenes poco coherentes con el gradiente altitudinal, de modo que no sirven para explicar la significación de la variación altitudinal de la concha obtenida en *X.salvanae*.

La variabilidad en el tamaño de la concha no está fuertemente asociada a la altitud en las especies y área investigadas y cuando sí lo está no parece tener vínculo con patrones de temperatura o pluviosidad y las tendencias de variación en función de la altitud tampoco son coincidentes. En las condiciones climáticas descritas, con márgenes térmicos más bien estrechos, el medio se asimila a un mosaico de combinaciones y de oportunidades para los animales, cuya respuesta no puede ser simple. Las diversas presiones selectivas sobre el tamaño corporal pueden entrar en conflicto (HAUSDORF, 2006) y las estrategias se diversifican como resultado de la variedad de opciones. Los efectos directos de las condiciones climáticas se combinan con otros factores asociados a la vegetación o al suelo, para proporcionar a los invertebrados diversidad de hábitats y de recursos tróficos (RICHARDSON, RICHARDSON Y SOTO-ADAMES, 2005). Es en estos factores de menor escala y en las interacciones con otras especies (CHIBA Y DAVISON, 2007) donde se

pueden encontrar los condicionantes ambientales que influyen sobre el tamaño y la forma de la concha, en contra del valor interpretativo de patrones macroscópicos como la altitud asociada a variaciones térmicas.

Alternativamente se debe considerar también la hipótesis de una variabilidad que no tenga carácter adaptativo (GITTENBERGER, 1991; WELTER-SCHULTES, 2000), es decir, sin identificar un factor ambiental que sea directamente responsable de explicar el gradiente de variabilidad. La naturaleza adaptativa de las reglas térmicas propuestas para interpretar variaciones en el tamaño de los animales no queda siempre clara (BLANCKENHORN Y DEMONT, 2004) de modo que éstas pueden reducirse a ser expresión de restricciones del medio (BLANCKENHORN, 1997). El gradiente altitudinal podría sustentar variabilidad en el acceso al alimento o a refugio, por ejemplo.

BIBLIOGRAFIA

- BACKELJAU, T., BAUR, A. Y BAUR, B., 2001. Population and conservation genetics. En Barker, G. M. (Ed.): *The Biology of Terrestrial Molluscs*, pp. 383-412. CABI Publishing, Oxon, UK.
- BAUR, A. Y BAUR, B., 1998. Altitudinal variation in size and composition of eggs in the land snail *Arianta arbustorum*. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 2067-2074.
- BAUR, B., 1984. Shell size and growth rate differences for alpine populations of *Arianta arbustorum* (L.) (Pulmonata: Helicidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 91: 37-46.
- BLANCKENHORN, W. U., 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scatophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia*, 109: 342-352.
- BLANCKENHORN, W. U. Y DEMONT, M., 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in Arthropods: Two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, 44 (6):413-424.
- BROS, V., CADEVALL, J., HERNÁNDEZ, E., NEBOT, J., OROZCO, A. Y URIBE, F., 2004. Inventari i distribució dels mol·luscs a la vall d'Alinyà: informació bàsica per a la conservació i la gestió de l'àrea. En Germain, J. (Ed.): *Els sistemes naturals de la vall d'Alinyà*, pp. 343-366. Institut Català d'Història Natural, Barcelona.
- BURLA, H. Y STAHEL, W., 1983. Altitudinal variation in *Arianta arbustorum* (Mollusca, Pulmonata) in the Swiss Alps. *Genetica*, 62: 95-108.
- CADEVALL, J., HERNÁNDEZ, E., NEBOT, J., OROZCO, A., URIBE, F. Y BROS, V., 2003. Influència de l'altitud en la riquesa d'espècies de mol·luscs: variacions a la vall d'Alinyà, Alt Urgell, LLeida. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 1: 18-46. < <http://www.bcn.cat.arxiusMZ> > (Consulta: 7/9/2006).
- CAIN, A. J., 1983. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations. En: *Ecology* (Ed. W.D. Russell-Hunter), pp. 597-647. Academic Press, Orlando.
- CHIBA, S. Y DAVIDSON, A., 2007. Shell shape and habitat use in the North-west Pacific land snail *Mandarinia polita* from Hahajima, Ogasawara: current adaptation or ghost of species past? *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 149-159.
- COLLINS, M. A., BAILEY, D. M., RUXTON, G. D. Y PRIEDE, I. G., 2005. Trends in body size across an environmental gradient: A differential response in scavenging and non-scavenging demersal deep-sea fish. *Proceedings of the Royal Society (London B)*, 272: 2051-2058.
- COOK, L. M. Y CAIN, A. J., 1980. Population dynamics, shell size and morph frequency in experimental populations of the snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 14: 259-292.

AGRADECIMIENTOS

La Fundació Territori i Paisatge de la Caixa de Catalunya ha financiat este estudio malacològic en el contexte de un ampli estudi de los sistemas naturales del valle de Alinyà. El Dr. Alberto Martínez-Ortí revisó amablemente algunas de las muestras recolectadas de *Abida secale* con el objetivo de confirmar la homogeneidad taxonómica de los ejemplares recolectados y a Montse Ferrer se le deben sus consejos sobre los gráficos. Por último, expresamos nuestro agradecimiento a un revisor anónimo cuyo cometido –amplio, minucioso y muy constructivo– ha sido de extrema utilidad.

Es nuestro deseo honrar la memoria de Miquel Bech Taberner, fallecido el año 2006, quien fue entusiasta colaborador del Museu de Zoologia de Barcelona y alentó la vocación naturalista de muchos de nosotros.

- COWIE, R. H., NISHIDA, G. M., BASSET, Y. Y GON, S. M., 1995. Patterns of land snail distribution in a montane habitat on the island of Hawaii. *Malacologia*, 36: 155-169.
- CREAF, 1993. Mapa de Cobertes del Sòl de Catalunya. Generalitat de Catalunya, Departament de Medi Ambient, Departament de Política Territorial i Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals. < <http://www.creaf.uab.es/mcsc/>> (Consulta: 7/9/2006).
- EDLINGER, K., 1997. Morphological and biometrical researches on Austrian clausiliids. Shell morphology and variability in *Clausilia dubia* Draparnaud, 1805. *Iberus*, 15: 95-121.
- ENGELHARD, G. H. Y SLIK, J. W. F., 1994. On altitude dependent characters in *Albinaria idaea* (L. Pfeiffer, 1849), with a revision of the species (Gastropoda Pulmonata: Clausiliidae). *Zoologische Meddelingen*, 68: 21-38.
- GITTENBERGER, E., 1991. What about non-adaptive radiation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 43: 263-272.
- GOODFRIEND, G. A., 1986. Variation in land-snail shell form and size and its causes: a review. *Systematic Zoology*, 35: 204-223.
- GOSTELI, M., 2005. Environmental influence on shell characters in alpine *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Helicidae). *Contributions to Natural History-Scientific Papers from the Natural History Museum Bern*, 6: 1-13.
- HAUSDORF, B., 2001. Macroevolution in progress: competition between semislugs and slugs resulting in ecological displacement and ecological release. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 387-395.
- HAUSDORF, B., 2003. Latitudinal and altitudinal body size variation among north-west European land snail species. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 389-394.
- HAUSDORF, B., 2006. Is the interspecific variation of body size of land snails correlated with rainfall in Israel and Palestine? *Acta Oecologica*, 30(3): 374-379.
- HELLER, J., 1975. The taxonomy, distribution and faunal succession of *Buliminus* (Pulmonata: Enidae) in Israel. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 57: 1-57.
- KRASNOV, B., WARD, D. Y SHENBROT, G., 1996. Body size and length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments*, 34: 477-489.
- MILLIEN, V., LYONS, S. K., OLSON, L., SMITH, F. S., WILSON, A. B., Y YOM-TOV, Y., 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: revisiting the rules. *Ecology Letters*, 9(7):853-869.
- MOISÉS, J., IBÁÑEZ, M., RODRÍGUEZ, R. Y OLARIETA, J. R., 2004. Estudi climatològic de la vall d'Alinyà. En Germain, J. (Ed.): *Els sistemes naturals de la vall d'Alinyà*, pp. 17-45. Institució Catalana d'Història Natural, Barcelona.
- NEE, S., READ, A. F., GREENWOOD, J. J. D. Y HARVEY, P. H., 1991. The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351: 312-313.
- PERRY, R. Y ARTHUR, W., 1991. Shell size and population density in large helioid land snails. *Journal of Animal Ecology*, 60: 409-421.
- RICHARDSON, B. A., RICHARDSON, M. J. Y SOTO-ADAMES, F. N., 2005. Separating the effects of forest type and elevation on the diversity of litter invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Animal Ecology*, 74: 926-936.
- WELTER-SCHULTES, F. W., 2000. The pattern of geographical and altitudinal variation in the land snail *Albinaria idaea* from Crete (Gastropoda: Clausiliidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 71: 237-250.
- WELTER-SCHULTES, F. W., 2001. Spatial variations in *Albinaria terebra* land snail morphology in Crete (Pulmonata: Clausiliidae): constraints for older and younger colonizations? *Paleobiology*, 27: 348-368.
- WILLIAMSON, P., CAMERON, R. A. D. Y CARTER, M. A., 1976. Population density affecting adult shell size of snail *Cepaea nemoralis* L. *Nature*, 263: 496-497.